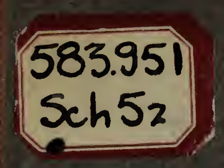
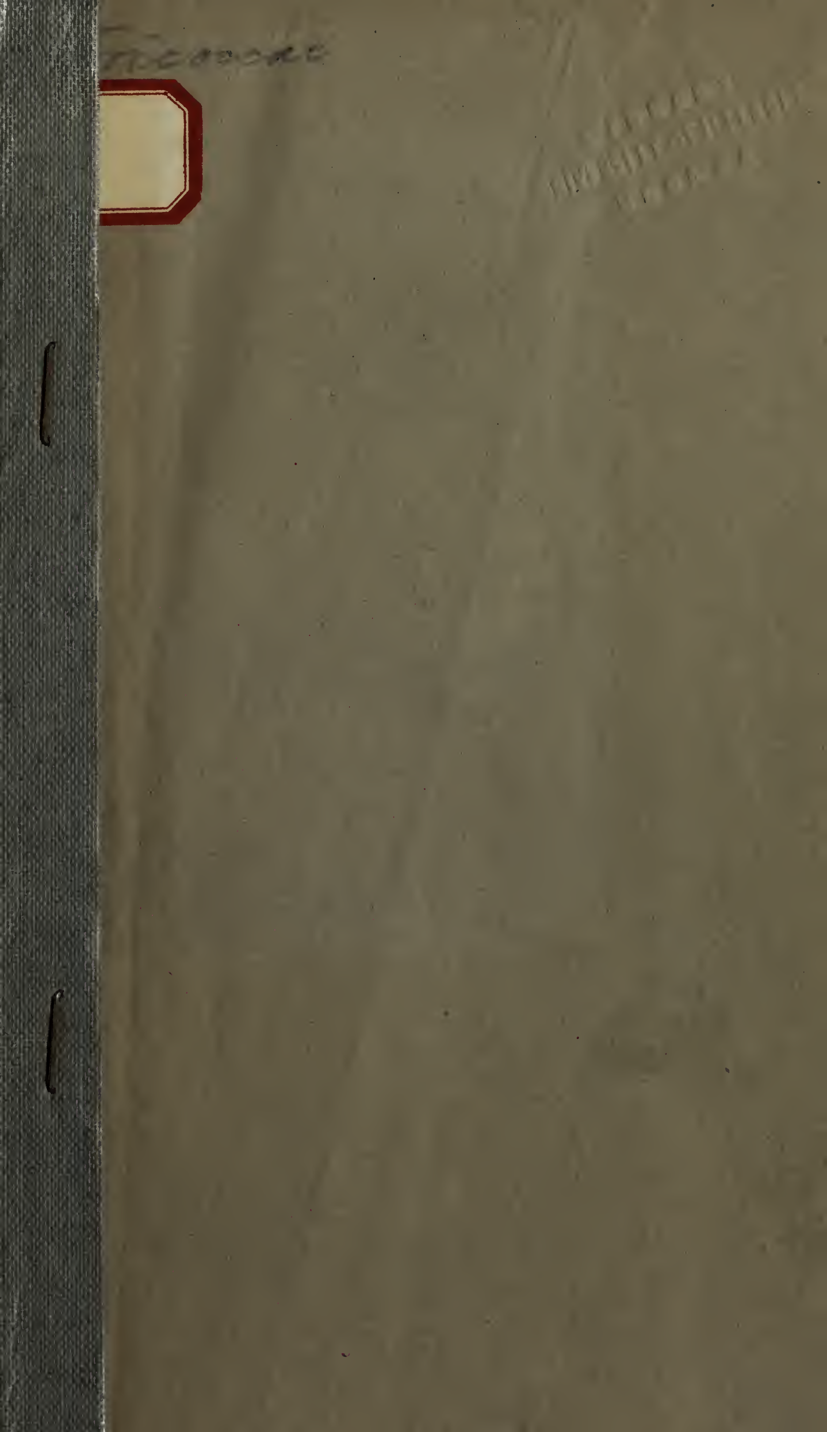


F. Schmitz

Zur deutung der Euphorbia-Blüthe







Zur
Deutung der Euphorbia-Blüthe.

Von

Fr. Schmitz.

Mit 1 Tafel.

Separatabdruck aus Jahrgang 1871 der Flora.

Regensburg 1871.

Druck von Fr. Neubauer (Chr. Krug's Wittwe).

Zur Deutung der Euphorbia-Blüthe.

Von Fr. Schmitz.

Mit Tafel IV.

Im Laufe dieses Jahres hat die alte botanische Streitfrage über die Morphologie der *Euphorbia*-Blüthe durch Eug. Warming eine erneute Besprechung gefunden und zwar auf Grund eines erneuerten Studiums der Entwickelungsgeschichte. Diese Abhandlung Warmings findet sich unter dem Titel: „Er Koppen hos Vortemaelken (*Euphorbia* L.) en Blomst eller en Blomsterstand?“ in den Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn. [1])

In dieser Arbeit sucht der Verfasser die Frage, die er selbst als Titel an die Spitze seiner ganzen Darstellung gestellt hat, mit Hülfe der Entwicklungsgeschichte und durch Vergleichung mit den verwandten Gattungen zu beantworten. Die Resultate, die sich ihm daraus ergaben, weichen jedoch bedeutend von den Ergebnissen der ebenfalls entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen Baillons und Payers ab, die denselben Gegenstand behandelten. Es sei mir hier gestattet, im Folgenden zur Lösung der Frage einiges beizutragen durch die Mittheilung und Besprechung einer Anzahl abnormer Blüthen und so die ganze Frage von einer Seite in Angriff zu nehmen, die bei Warming, dem offenbar abnorme Blüthen nicht zu Gebote standen, nicht weiter berührt ist.

Doch zuvor einige Worte über die Resultate der Warming'schen Arbeit.

Nach Warming's Beobachtungen entstehen an der Vegetationsspitze nach der Anlage zweier Vorblätter 5 Höcker nach

---

1) Die Abhandlung, die auch im Separatabdruck als Inaugural-Dissertation ausgegeben wurde, ist in dänischer Sprache geschrieben, doch hat der Verfasser, um auch den ausserdänischen Botanikern seine Arbeit zugängig zu machen, eine kurze Zusammenfassung seiner Resultate in französischer Sprache dem dänischen Originale beigefügt. Ein vorläufiger Auszug in deutscher Sprache war bereits in der No. 25 der Flora 1870 von Warming selbst mitgetheilt worden.

der Divergenz $^2/_5$. Jeder dieser Höcker theilt sich dann durch eine Furche in eine obere und eine untere Hälfte. Die 5 unteren Höcker erheben sich zugleich mit der Ringzone der Achse, auf der sie aufsitzen, zu einem glockenförmigen Involucrum, dessen oberer Rand von 5 kleinen Zipfeln gekrönt ist. Zwischen diesen 5 Zipfeln sprossen 5 kleinere Höcker hervor und entwickeln sich zu den bekannten Drüsen (glandulae) des Involucrums. Die 5 oberen Höcker aber lassen ebensoviele Gruppen von Staubgefässen aus sich hervorgehen. Jeder einzelne dieser Höcker wird nämlich selbst zum obersten ältesten Stamen der betreffenden Gruppe, aus ihm aber sprosst schräg nach vorne ein Höcker hervor, aus diesem dann ein dritter, aus dem dritten ein vierter u. s. f., alle einzelnen Höcker aber werden zu Staubgefässen. Die Anordnung all dieser Höcker resp. Staubgefässe aber ist derart, dass eine regelmässige Zickzacklinie vom ältesten Staubgefäss bis zum jüngsten hinführt, die einzelnen Stamina stehen nämlich nach dem Alter abwechselnd rechts und links der Medianebene des ursprünglichen Höckers. Nach der Anlage dieser Staubgefässgruppen erhebt sich in der Mitte derselben die Vegetationsspitze selbst, drei seitliche Höcker sprossen aus ihr hervor und schliessen sich zu dem dreigliedrigen Fruchtknoten zusammen. Unterhalb dieses Fruchtknotens beginnt dann die Achse zu einem ringförmigen Wulst anzuschwellen.

Soweit die Thatsachen.

Warming deutet dieselben nun in folgender Weise.

Jene 5 Höcker, die sich je in eine obere und untere Hälfte theilen, sind ihm 5 Phyllome mit den Achselknospen derselben. Das Involucrum entsteht somit aus 5 Phyllomen, die auch späterhin noch in den 5 Zipfeln des Involucrums sich offenbaren. Die glandulae dagegen sind nur accessorische Bildungen ohne bestimmten morphologischen Werth. Jeder der genannten 5 Achselsprosse aber wird zu einem einzigen Stamen. Aus diesem sprosst dann seitlich ein zweiter Spross hervor, aus dem zweiten ein dritter u. s. f. jedes Stamen entspricht einem ganzen Spross und bildet eine einzelne männliche Blüthe, jedes jüngere Stamen aber ist ein Tochterspross des nächst älteren. So bildet die ganze Gruppe von Staubgefässen einen männlichen Blüthenstand und zwar ob der Zickzackstellung der einzelnen Stamina einen Wickel, wie dies schon früher von Wydler u. a. behauptet worden ist. In der Mitte der 5 Stubfadenwickel aber wird die Spitze der Inflorescenzachse selbst zur weiblichen Blüthe, die auf den Frucht-

knoten allein reduzirt ist, in dem Ringwulst unterhalb desselben aber noch die Spuren eines Perigons erkennen lässt.

Da entsteht nun zuerst die Frage: Ist diese Erklärungsweise der Thatsachen möglich, zulässig, — dann, ist sie die einzig mögliche, ist sie nothwendig. Die erstere Frage möchte ich entschieden bejahen. Dass Tragblatt und Achselspross zugleich als ein einziger Höcker an der Vegetationsspitze des tragenden Sprosses hervortreten, ist ja auch anderwärts beobachtet (cf. Warming); ebenso, dass ein ganzer Spross zum einfachen Staubfaden wird mit oder ohne Bildung von vorhergehenden Phyllomen (*Casuarina*[1]), *Najas*[2]), *Arum*, *Atherurus* etc.); auch die Verzweigung der männlichen Inflorescenz ohne sichtbares Hervortreten der Tragblätter ist nichts aussergewöhnliches (*Cruciferae* etc.). Endlich bietet auch die Bildung der weiblichen Blüthe in den Thatsachen nichts, was in der oben angegebenen Weise nicht erklärt werden könnte.

Warming's Erklärungsweise ist somit entschieden möglich, zulässig; doch! ist sie nothwendig? Wohl nicht. Die Thatsachen der Entwickelungsgeschichte allein zwingen durchaus nicht dazu. Diese Thatsachen lassen sich ebenso gut deuten nach der älteren Anschauungsweise, die in der Inflorescenz Warming's eine einfache Blüthe sieht, wie es noch neuerdings Payer und Baillon gethan haben. Diese Blüthe bestände dann aus 5 Perigonblättern, 5 superponirten, wickelig verzweigten Staubblättern und 3 Fruchtblättern. Die 5 Perigonblätter und 5 Staubgefässe treten paarweise hervor, je ein Perigonblatt und dessen superponirtes Staubblatt als ein einzelner Höcker, und entwickeln sich dann erst gesondert, ein Vorgang, der ja bei Blüthen mit unterständigem Fruchtknoten nicht selten ist. Die wickelige Verzweigung der Staubblätter, der gestielte Fruchtknoten und die ringförmige Anschwellung des Stieles, die dann mit Payer als Diskus zu deuten wäre, können auch kein Hinderniss für diese Erklärungsweise abgeben.

Die Entwicklungsgeschichte allein kann also noch nicht eine unbedingte Entscheidung in der vorliegenden Frage herbeiführen.

Deshalb hat man auch schon längst die nächstverwandten Gattungen zur Entscheidung über die morphologische Deutung

---

1) Kaufmann. Ueber die männliche Blüthe von *Casuarina quadrivalvis*. Bull. de la soc. imp. de Moscou 1868. Nr. 4.

2) P. Magnus Zur Morphologie der Gattung *Najas*. Bot. Zeit. 1869. p. 771 ff. und Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Najas*. Berlin 1870.

der Blüthe von *Euphorbia* herangezogen. Diese nächsten Verwandten, die Gattungen *Calycopeplus* Planch. und *Anthostema* Juss., weisen entschieden auf die erstere Erklärungsweise hin, die zuerst von Lamark und Jussieu aufgestellt wurde. Bei diesen nächstverwandten Gattungen ist nämlich die physiologische Blüthe morphologisch unzweifelhaft ein Blüthenstand, dessen Hauptachse mit einer terminalen weiblichen Blüthe abschliesst, vorher aber mehrere wickelartig verzweigte männliche Blüthenstände aus sich hat hervorsprossen lassen. Die Vergleichung dieser nächstverwandten Gattungen hat so auch seit R. Brown und Roeper die meisten Botaniker zu der ersteren Erklärungsweise veranlasst, die auch in der Blüthe von *Euphorbia* morphologisch eine Inflorescenz sieht. Die andere Anschauungsweise dagegen, die mit Linné den *Euphorbien* eine echte Blüthe zuschreibt, sieht diesem Beweisgrund gegenüber keinen anderen Ausweg, als die nahe Verwandtschaft von *Anthostema* und *Calycopeplus* mit *Euphorbia* in Abrede zu stellen (Baillon) auf Grund der Entwicklungsgeschichte. Diesen Grund aber hat Warming mit Recht als durchaus hinfällig nachgewiesen.

So bleibt also bis jetzt die alte R. Brown-Roeper'sche Anschauungsweise in der Form, die ihr Warming gegeben hat, als die im höchsten Grade wahrscheinliche bestehen, ja fast als völlig bewiesen, so weit eben von Beweis in solchen morphologischen Fragen die Rede sein kann.

Einige weitere Stützen für diese Anschauungsweise glaube ich hier im Folgenden noch beibringen zu können in Gestalt einiger abnormer Blüthengestalten.

In der obengenannten Abhandlung Warming's finden solche abnorme Blüthen gar keine Erwähnung, offenbar weil dieselben dem Verfasser nicht zur Hand waren. Wohl aber können solche Bildungen, wenn sie sich mit Hülfe der oben entwickelten Lehre von dem morphologischen Aufbau der *Euphorbia*-Blüthe leicht und einfach erklären lassen, ein bedeutendes Gewicht für eben diese Lehre in die Wagschale werfen.

In der Litteratur sind abnorme Blüthen von *Euphorbia* nur von Roeper in dessen Enumeratio Euphorbiarum (Göttingen 1824) erwähnt und beschrieben, zum Theil auch durch Abbildungen erläutert. Andere Angaben über diesen Gegenstand sind mir wenigstens nicht bekannt geworden.

Die folgenden abnormen Blüthen sind sämmtlich von *Euphorbia Cyparissias* L. entnommen. Diese Pflanze scheint gegen

Ende ihrer Blüthezeit in den Spitzen der Blüthenstände sehr häufig zu vergrünen, worauf auch Roeper[1]) bereits aufmerksam gemacht hat. Ich selbst fand in dem Spätsommer dieses Jahres solche Vergrünungen an verschiedenen Orten Deutschlands und an den verschiedenartigsten Lokalitäten. Die Veranlassung zu solchen Vergrünungen möchte ich daher nicht in dem speciellen direkten Einfluss des Standortes auf die Pflanze suchen. Was jedoch die eigentliche Ursache der abnormen Gestaltung sei, darüber wage ich auch nicht die geringste Vermuthung.[2])

Die meisten der abgebildeten Blüthenformen rühren von Pflanzen aus der näheren Umgebung von Saarbrücken her.

Betrachten wir zunächst die Veränderungen, die das Involucrum in den abnormen Blüthen erleiden kann.

Am meisten nähern sich der normalen Gestalt solche Inflorescenzen, bei denen die kleinen Spitzen der 5 Phyllome des Involucrums zu längeren Zipfeln ausgewachsen waren, die sichelförmigen Drüsen dagegen sehr klein blieben. Bei anderen sonst ganz regelmässigen Inflorescenzen war das glockenförmige Involucrum in 5 Zipfel tief gespalten, jeder einzelne Zipfel aber trug rechts und links am Rande eine kleine Drüse, deren jede deutlich sich als Hälfte der normalen glandula zu erkennen gab[3]).

Am häufigsten aber fanden sich völlig vergrünte Inflorescenzen[4]). Bei diesen ging nach der Anlage zweier regelmässiger Vorblätter der Blüthenspross über zur Bildung regelmässiger, spiralig gestellter Laubblätter. Doch zeigten die untersten dieser Laubblätter noch häufig Anklänge an die Gestalt der Blätter des Involucrums: es waren dies nämlich lange, schmale, grüne Blättchen, die seitlich am Rande mit gelben Drüsen versehen waren (Fig. 1). Die Drüsen (gl) waren bald auf beiden Seiten des Blattes vorhanden, bald nur auf einer einzigen, bald waren die einzelnen Blätter frei, bald zu 2 oder 3 am Grunde mehr oder weniger verwachsen.

Zwischen den ersterwähnten fast regelmässigen Blüthen und diesen letzten vergrünten fanden sich dann die mannigfaltigsten Uebergänge[5]); einige derselben seien hier noch erwähnt.

---

1) l. c. p. 41.

2) Vergl. übrigens Roeper Enum. Euph. p. 33: magna abnormitatum series, quam hac aestate pluviosa observandi occasio fuit.

3) Eine analoge Bildung zeigt Fig. 22 Taf. III. bei Roeper.

4) cf. Roeper l. c. p. 41.

5) cf. die Angaben Roepers l. c. p. 33—35 und dessen Abbildungen auf Taf. III. nebst Figurenerklärung.

Fig. 2 zeigt eine Inflorescenz, bei welcher unterhalb des glockenförmigen Involucrums noch ein einzelnes Blättchen mit zwei Randdrüsen (gl.) sich findet; in der Achsel dieses Blättchens entspringt ein regelmässiges Stamen.

Bei anderen Blüthen ist das geschlossene Involucrum geöffnet und spiralig gedreht, in den Achseln der einzelnen Phyllome stehen mehr oder minder regelmässige Staubgefässe.

Fig. 3 zeigt das spiralige Involucrum in seine einzelnen spiralig gestellten Phyllome aufgelöst; die einzelnen Blättchen sind am Rande mit Drüsen versehen und bergen in ihren Achseln mehr oder weniger unregelmässige Staubgefässe. Fig. 4 zeigt dieselbe Blüthe, nachdem alle Involucralblätter bis auf zwei hintere entfernt sind, Fig. 3 a den Grundriss dieser Blüthe.

Bei Fig. 5 ist diese Auflösung des Involucrums noch weiter gegangen. Hier folgen auf die beiden Vorblätter des Blüthensprosses nur vier Blättchen mit Randdrüsen, die in verschiedener Höhe an dem Blüthenspross inserirt sind. Fig. 5 a zeigt den Grundriss dieser Blüthe.

Alle diese Abnormitäten aber scheinen mir unbedingt die Erklärungsweise zu bestätigen, die schon oben die Beobachtung der Entwickelungsgeschichte an die Hand gab, dass nämlich das normale Involucrum gebildet sei aus 5 Phyllomen, entsprechend den 5 Spitzen desselben, dass aber die 5 glandulae anzusehen sind als 5 Drüsen ohne bestimmte morphologische Bedeutung, wie sie an den Blättern der *Euphorbiaceen* ja so häufig auftreten.

Viel lehrreicher noch sind die beobachteten abnormen Gestalten der Staubgefässe.

Der einfachste Fall ist hier wohl der, dass in der Achsel eines einzelnen freien Involucralblattes Fig. 2, 4, 5 ein einfaches regelmässiges 4-fächeriges Stamen steht. In einem solchen Falle gehört das Stamen unzweifelhaft dem Achselspross des Involucralblattes an oder repräsentirt vielmehr diesen selbst, wie die weiteren Beispiele zeigen werden.

Sehr häufig aber variirt bei solchen sonst ganz regelmässigen Staubfäden die Anzahl der Staubfächer: 2, 3, 4, 5 und mehr habe ich öfters beobachtet. [1])

1) Eine solche Vermehrung der Staubfächer an einfachen nicht verwachsenen Staubfäden hat auch Roeper mehrfach beobachtet (Enum. Euph. Tab. III. Fig. 35—38. p. 7 und p. 46). Er glaubt darin einen Grund für seine Annahme zu finden, dass „die Staubfadensäule" „durch Verwachsung mindestens zweier, vielleicht dreier Filamente gebildet" (Roeper Vorgefasste botanische

An einem solchen einzelnen Staubfaden in der Achsel eines Involucralblattes treten dann Phyllome auf. Im einfachsten Falle Fig. 6 ist es ein kleines, grünes, sitzendes Blättchen.

Dann tritt mehr als ein Blatt auf. Fig. 7 zeigt ein solches Stamen (das Achselprodukt eines Involucralblattes) mit einem Blatte in halber Höhe und einem kleineren, hakenförmig gekrümmten unmittelbar unterhalb des Staubbeutels, der hier 5 Fächer besitzt.

Fig. 8 zeigt ausserdem noch ein zweites derartiges Blättchen unmittelbar unterhalb des Staubbeutels und dabei diesen letzteren mit 6 Staubfächern versehen. Solche Bilder zeigen schon deutlich genug, dass das Stamen schon für sich allein einen Achselspross des Involucralblattes repräsentirt.

Doch diese Bedeutung des Staubgefässes wird noch mehr klar durch die folgenden Bildungen.

In Fig. 9 trägt das Stamen in halber Höhe zwei Blätter, von denen das eine an beiden Seitenrändern je eine Drüse besitzt, also nach Art der Involukralblätter entwickelt ist; dann folgen wieder 2 kleine, schmale, hakenförmig eingekrümmte Blättchen unmittelbar unterhalb des Staubbeutels; dieser letztere selbst zeigt dann deutlich 8 Staubfächer.

Höchst merkwürdig aber ist Fig. 10. Hier stehen in halber Höhe des Achselsprosses eines Involukralblattes zwei kleine Blätter mit Randdrüsen. Neben dem 2-fächerigen Staubbeutel aber haben die zwei obersten Blättchen der Figuren 8 und 9 sich zu fast regelmässigen Fruchtblättern entwickelt (cf. den Querschnitt Fig. 10 a) mit deutlichen Narbenschenkeln. Ja auf der Seite der beiden Fruchtblätter zeigt die Achse unterhalb derselben sogar die ringwulstartige Anschwellung, die am Fruchtknoten der normalen Blüthe regelmässig auftritt, während dieselbe unterhalb der beiden Staubfächer hier völlig fehlt. Ich stehe nicht an, diese Bildung hier so zu erklären, dass nach Anlage zweier Phyllome, die zu Fruchtblättern sich entwickelten, in der Vegetationsspitze des Sprosses selbst durch innere Differ-

---

Meinungen. Rostock 1860 p. 46) sei, eine Annahme, die, wie Warming zeigt, in den Thatsachen der normalen Entwicklung nicht begründet ist. Ausserdem möchte es aber doch auch wohl zu weit gehen, wenn man aus der Vermehrung der Zahl der Staubfächer auf Verwachsung mehrerer Stamina schliessen wollte, kommt doch dieselbe Erscheinung auch bei gewöhnlichen lateralen Staubblättern nicht selten vor (cf. Warming).

enzirung zwei Staubfächer entstanden, jegliche Streckung der Internodien oberhalb dieser Fruchtblätter aber völlig unterblieb. [1])

Nach ganz demselben Prinzip aufgebaut ist auch Fig. 11; nur dass hier der Staubbeutel 4-fächerig geworden und nur ein Fruchtblatt entwickelt ist. Analoge Bildungen kamen mir noch öfters vor, doch mögen die dargestellten Formen genügen.

Ganz vollständig erwiesen aber wird neben den bisher betrachteten Formen die Bedeutung des einzelnen Stamens als Achselspross des Involucralblattes durch solche Bildungen wie Fig. 12. Hier geht nämlich der Achselspross des Involucralblattes nach der Anlage eines ovalen grünen Blättchens zur Bildung einer ganz regelmässigen Inflorescenz über; in der Achsel jenes Blättchens aber entspringt als Achselspross wieder ein Staubgefäss.

So haben wir also eine ganz kontinuirliche Reihe von Uebergängen, von dem einfachen regelmässigen Staubgefässe bis zu dem beblätterten Inflorescenzspross. Da liegt die Folgerung ausserordentlich nahe, die beiden Endglieder dieser Reihe auch als äquivalent anzusehen, das einzelne einfache Staubgefäss somit als einen ganzen Spross zu betrachten und dabei demselben die Bedeutung eines blattlosen Sprosses beizulegen, der in seiner Spitze durch Differenzirung des Gewebes Staubfächer und Pollen entwickelt. Eben diese Deutung entspricht aber auch den Thatsachen der Entwickelungsgeschichte vollkommen. Darf man da nun nicht diese Ansicht als bewiesen betrachten, soweit eben von Beweis in Fragen dieser Art die Rede sein kann?

An die beblätterten Staubgefässe reihen sich zuächst die verzweigten an.

Schon Fig. 12 zeigte in der Achsel des alleinstehenden Blattes einen Achselspross, und zwar wieder ein beblättertes Staubgefäss,

---

1) Solche Bildungen hat auch Roeper beobachtet (Enum. Euph. p. 53), doch in ganz anderer Weise gedeutet. Er sagt darüber nämlich (Vorgefasste bot. Meinungen p. 58): „Die Stelle eines Karpells ward durch ein Staubgefäss ersetzt, dessen wirklicher Staubfaden seiner Länge nach mit der nunmehr nur noch zweikarpelligen Frucht verwachsen war.“ Hat Roeper hier wirklich Verwachsung beobachtet oder erklärt er nur als Verwachsung dieselbe Bildung, die ich oben beschrieben habe? Nach seiner ersten Beschreibung Enum. Euph. p. 53 glaube ich das letztere annehmen zu müssen, so dass also die Bildungen, die Roeper beobachtet, den meinigen ganz gleich waren. Die oben beschriebenen Bildungen aber waren entschieden nicht monströs gewordene weibliche Blumen (Vorg. b. M. p. 57), sondern Aequivalente von einfachen Staubgefässen, also vielmehr monströs gewordene männliche Blumen, und diese glaube ich mit Rücksicht auf die Reihe der allmähligen Uebergänge durchaus so deuten zu müssen, wie es oben geschehen ist.

dessen Staubbeutel 6-fächerig geworden war. Einfacher noch zeigt dies Verhältniss Fig. 13. Hier trägt der Achselspross des Involucralblattes zwei Blätter und endigt in einen 4-fächerigen Staubbeutel. Aus der Achsel des unteren Blattes dieses Sprosses entspringt dann ein zweiter Staubfadenspross mit einem Blatt und terminalem 4-fächerigem Staubbeutel.

Leider konnte ich Beispiele, wo diese Verzweigung der Staubfäden noch weiter fortgesetzt war, nicht auffinden, solche Gestalten hätten dann wohl sicher den wickeligen männlichen Inflorescenzen von *Anthostema* und *Calycopeplus* entsprochen. Doch glaube ich reichen die beobachteten Fälle schon vollständig aus, um auf die Stellungsverhältnisse der Stamina in der normalen Inflorescenz ein deutliches Licht zu werfen. Treten in abnormen Inflorescenzen die männlichen Blüthen an einer verzweigten Achse auf, und gestatten auch die Thatsachen der normalen Entwickelungsgeschichte eine solche Deutung, wie es ja hier der Fall ist, dann darf man wohl das Vorhandensein eines verzweigten Systemes männlicher Blüthen auch in der normalen Inflorescenz für gesichert halten. Denkt man sich dann in Fig. 13 die Verzweigung in der angedeuteten Weise weiter fortgesetzt, die Blattbildung aber völlig unterdrückt und ebenso die Streckung der Internodien unterhalb der Auszweigungen, dann ist die Gruppe von Staubgefässen der normalen *Euphorbia*-Inflorescens gewonnen.

So lassen sich also sämmtliche beobachteten abnormen Blüthengestalten einfach und leicht erklären durch die oben entwickelte Deutungsweise, wie sie von Warming aus der Entwicklungsgeschichte ermittelt ist. Das muss natürlich sehr dazu beitragen, diese Deutungsweise als die richtige zu bewähren und so zu befestigen. Die entgegenstehende Erklärungsweise dagegen, die in der Inflorescenz von *Euphorbia* eine wahre Blüthe sieht, vermag die oben beschriebenen abnormen Blüthengestalten ohne Zuhülfenahme der verwegensten Hypothesen wohl nimmer zu erklären. Sie muss daher durch solche abnorme Gebilde sehr in Zweifel gezogen, wenn nicht gar als unmöglich widerlegt werden.

Doch was sind die „Schuppen“ innerhalb der Staubgefässregion der Inflorescenz, die bald als Kronblätter, bald als Kelchblätter, bald als Deckblätter oder reine Discusbildungen ohne weitere morphologische Bedeutung gedeutet wurden? Warming betrachtet dieselben als Trichome (Flora 1870 p. 395), „aber als solche, die die Stelle von wirklichen Blättern einnehmen und einigermassen als deren Aequivalente aufzufassen sind“. Er begründet diese

Ansicht durch die unregelmässige Vertheilung und inconstante Stellung dieser Schuppen in den einzelnen Gruppen von Staubgefässen, die oft rudimentäre oder zerschlitzte Gestalt derselben und das sehr späte Hervortreten derselben bei der Entwicklung der Blüthen.

Was sind aber „Trichome, die die Stelle von wirklichen Blättern einnehmen und einigermassen als deren Aequivalente aufzufassen sind"? Das sind doch nichts anderes als Gebilde, die den morphologischen Werth von Phyllomen einnehmen, also selbst Phyllome. Ob diese Gebilde dabei reich oder schwach entwickelt sind, ob sie grosse Blätter oder kleine Schuppen darstellen, das ändert ja an ihrem Verhältniss zum tragenden Spross nichts; und dieses bestimmte Verhältniss eben bedingt für sie die Bezeichnung Phyllom. [1])

Für echte Phyllome möchte ich daher diese Schuppen erklären. Dazu veranlassen mich auch besonders die oben beschriebenen Formen der beblätterten Staubgefässe. Im normalen Falle der Blüthenbildung sahen wir die Anlage der Tragblätter in dem Staubgefässwickel unterdrückt. Doch ist diese Unterdrückung fast niemals vollständig, stets kommen ein oder mehrere jener Tragblätter wenn auch spät und in unregelmässiger und inkonstanter Anzahl und Stellung zur Entwicklung: und das sind eben jene Schuppen. So haben schon R. Brown, Wydler und Roeper diese Schuppen gedeutet, und in dieser Weise, glaube ich lassen sich diese Bildungen am einfachsten und natürlichsten erklären und zugleich auch am bessten eine Uebereinstimmung der normalen Bildung mit abnormen Gestalten sich herstellen. [2])

Für die terminale weibliche Blüthe sind die beobachteten Abnormitäten nur wenig zahlreich. Mehrmals fand ich den Fruchtknoten aus 2 (Fig. 14) oder auch 4 Fruchtblättern zusammengesetzt. Ein einzigesmal (Fig. 15 und 15a) war derselbe sogar 6-fächerig; deutlich traten 2 alternirende dreigliedrige Fruchtblattwirtel zur Bildung des Fruchtknotens zusammen: ein äus-

1) cf. Sachs Lehrbuch der Botanik. 2. Aufl. p. 134. Hanstein, die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen. Bot. Abhandl. Heft I. Bonn 1870 p. 92.

2) Häufig finden sich nach Roeper (Enum. Euph. p. 42. Folia quae floribus masculis intermixta sunt, subinde glandulifera fiunt und Vorgef. bot. Mein. p. 40) in sonst regelmässigen Inflorescenzen an diesen Schuppen seitliche Drüsen ganz wie an den Blättchen des Involucrums. Dadurch erhalten diese Schuppen noch weit deutlicher das Ansehen von wahren Deckblättern.

serer Kranz von gespaltenen Griffeln schied sich deutlich von einem inneren Kranze.

Besonders hervorzuheben aber ist hier das Auftreten von Phyllomen unterhalb des Fruchtknotens. Es waren diess meist schmale, lange, grüne Blättchen bald mit bald ohne deutliche Drüsen an den Seitenrändern. Dabei waren diese Blätter stets unmittelbar unterhalb des Fruchtknotens, doch zwischen diesem und dem Ringwulste des Fruchtknotenstieles eingefügt. Häufiger fanden sich Fruchtknoten mit einem solchen Blatte (Fig. 5 und Fig. 16 und 16a), seltener waren deren zwei vorhanden (Fig. 17 und 17a), doch stets standen sie vor den Scheidewänden des Fruchtknotens, mithin alternirend mit den Fruchtblättern.

In diesen Blättchen möchte ich nun Anklänge an das unterdrückte Perigon der weiblichen Blüthe erkennen, das in dem normalen Entwicklungsgange niemals zur Ausbildung, ja überhaupt nicht einmal zur Anlage kommt, bei anderen nahe verwandten Gattungen aber stets vorhanden ist. [1])

Ich sage von diesem Perigon, dass es in der normalen Blüthe gar nicht einmal zur Anlage kommt, und doch erkennen R. Brown, Roeper u. a., denen sich zuletzt auch Warming anschliesst, einen wenn auch rudimentären Kelch in dem Ringwulste unterhalb des Fruchtknotens der meisten *Euphorbia*-Arten. Baillon und Payer dagegen deuten dasselbe Gebilde als eine einfache Anschwellung der Achse, als einen Discus. Die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüthe zeigt nur, dass nach der Anlage des Fruchtknotens unterhalb desselben eine ringförmige Anschwellung des Fruchthnotenstieles auftritt. Nach dieser Entwicklungsweise kann, wie Warming mit Recht betont, dieser Ring sowohl ein rudimentärer Kelch, als auch ein einfacher Discus sein, die Thatsachen lassen beide Deutungen zu. Die verwandten Gattungen *Anthostema* und *Calycopeplus* zeigen aber hier unterhalb des Fruchtknotens einen deutlichen unzweifelhaften Kelch, soll man da nicht auch den Ringwulst von *Euphorbia* als Kelch deuten? Auf diesen Grund stützen denn auch die obengenannten Forscher die Deutung dieses Ringwulstes als Kelch. Doch lässt sich mit den Thatsachen auch die Deutung wohl vereinigen, dass

1) Oder aber sollten hier weibliche Blüthen gefunden sein, wie sie Roeper (Vorg. b. M. p. 59) einmal von irgend einer *Euphorbia* irgend eines Landes erwartet? Bei dieser weiblichen Blüthe sollen nämlich „zwischen Kelch" (discus) „und Frucht ebenso greifbare vollkommene oder kastrirte Staubgefässe sich zeigen, wie sie bei *Ricinus* so häufig auftreten." Sollten die oben beschriebenen Blättchen solche metamorphosirte Staubgefässe sein?

der Kelch von *Anthostema* und *Calycopeplus* bei *Euphorbia* völlig fehlt, dagegen in dem Ringwulst bei den Arten, die denselben besitzen — und das sind bekanntlich keineswegs sämmtliche Arten —, eine discusartige Neubildung auftritt. Für diese Deutung scheinen mir die genannten abnormen Blüthen Fig. 5, 16 und 17 zu sprechen, da hier der Ringwulst unverändert bleibt, oberhalb desselben aber Phyllome hervortreten. Noch mehr aber scheinen mir für diese Deutung solche Gestalten zu sprechen wie Fig. 10 und 11, bei denen jener Ringwulst nur auf einer Seite der Achse entwickelt ist und zwar genau unterhalb der Fruchtblätter, an der anderen Seite aber völlig fehlt. Diese Bildung weiss ich nicht anders zu deuten, als ich es oben gethan habe, dass nämlich zwei Phyllome des männlichen Blüthensprosses zu Fruchtblättern umgebildet sind. Von einem einseitigen rudimentären Kelch kann doch wohl hier nicht die Rede sein. Wenigstens wüsste ich nicht, wie man sich das einseitige Auftreten desselben erklären sollte [1]). Gerade diese letztgenannten Bildungen müssen desshalb ein grosses Bedenken hervorrufen gegen die Deutung des Ringwulstes als Kelch und sehr für die Deutung desselben als Discus sprechen. Doch wage ich die Frage noch nicht definitiv zu entscheiden.

Zum Schlusse der Reihe abnormer Blüthengestalten von *Euphorbia* füge ich hier noch eine abnorme Bildung bei, die meines Erachtens nicht von geringem morphologischen Interesse ist. Es ist dies Fig. 18 der beifolgenden Tafel. In der Achsel eines Involucralblattes befand sich eine junge Achselknospe (Fig. 18) mit 2 deutlich entwickelten lateral gestellten Blättern und mehreren jungen Blattanlagen in Gestalt kleiner Höcker, die spiralig den Vegetationspunkt umgaben (Fig. 18c Grundriss dieser Knospe). In der Achsel des ältesten Blattes entwickelte sich bereits die erste Anlage eines Achselsprosses desselben (cf. auch den Längs-

1) Roeper erklärt dieselben Bildungen, die auch er schon beobachtet hat (Enum. Euph. p. 53), wie schon oben bemerkt, ganz anders nämlich als weibliche Blüthen, mit denen der Länge nach ein Staubgefäss verwachsen sei (Vorg. bot. Mein. p. 58). In diesem Falle freilich wäre es leicht einzusehen, warum der Kelch nur einseitig entwickelt war. Doch kann ich, wie schon oben bemerkt, an den Gestalten selbst von Verwachsung nichts bemerken, glaube mich vielmehr durch die Reihe der Mittelformen unbedingt zu der obigen Deutung dieser Bildungen gezwungen. Dann aber lässt sich der einseitige Ringwulst einfach so erklären, dass bei der vorliegenden Species die Ausbildung eines Phylloms als Fruchtblatt unbedingt eine wulstartige Anschwellung der Achse unterhalb der Insertionsstelle nach sich zieht, diese Anschwellung also einen rein physiologischen Charakter besitzt.

schnitt Fig. 18b). Dieses älteste Blatt aber zeigte in jeder der beiden Seitenhälften (Fig. 18 und Fig 18a) der Lamina ein regelmässig entwickeltes Staubfach mit deutlich entwickelten, normalen, doch noch nicht ganz reifen Pollenkörnern[1]).

Die Stellung dieses kleinen Sprosses in der Achsel eines Involucralblattes rechtfertigt es wohl vollständig, diesen Spross als äquivalent einem einfachen normalen Staubgefäss zu betrachten. Ein solches besitzt ja nach der obigen Darstellung ebenfalls die Bedeutung eines Sprosses, eines Achselsprosses des Involucralblattes, und bildet für sich allein eine einfache nackte männliche Blüthe.

So wäre also ein einzelnes terminales Stamen als äquivalent zu betrachten einem ganzen Spross mit lateralen Staubblättern. In der normalen Inflorescenz wäre die Bildung der Staubfächer und die Erzeugung des Pollens an die Vegetationsspitze des Sprosses selbst gebunden, in der vorliegenden abnormen Blüthe dagegen an ein Phyllom dieses Sprosses.

Liegt da nicht der Gedanke nahe, dass auch in der normalen Inflorescenz das Staubgefäss als laterales Staubblatt aufzufassen sei, nicht als die Spitze der Achse[2])? In der That, so lange

1) Eine ähnliche Bildung hat schon Roeper beobachtet. Enum. Euph. p. 42 heisst es: „Semel in *E. stellulata* Salzmann loco floris masculi in verticillo qui involucro proximus est, ramulum vidi, foliolis duobus oppositis terminatum, inflorescentia tamen nulla finitum". Hier fand sich also nicht in der Lamina eines der beiden Blätter ein Staubfach entwickelt, doch trage ich auch so kein Bedenken, dies von Roeper beobachtete ganz in derselben Weise zu erklären wie die obenerwähnte Knospe, nämlich als Aequivalent einer männlichen Blüthe. Roeper selbst (Vorg. bot. Mein. p. 45.) sieht die genannte Knospe zwar auch als Aequivalent einer männlichen Blüthe an, doch erklärt er dieselbe seiner Ansicht von dem männlichen Blüthenstand entsprechend für eine accessorische Achselknospe des Involucralblattes. Dieser letzteren Ansicht tritt schon Warming (l. c.) wohl mit Recht entgegen.

2) Sachs sagt in seinem Lehrbuch der Botanik (2te Auflage) p. 402 bei Besprechung der terminalen Staubgefässe: „es ist in diesen Fällen (*Najas*, *Casuarina*) freilich noch unentschieden, ob die Pollensäcke nicht etwa die einzigen Ueberreste sonst vollständig abortirter Staubblätter sein könnten". So müsste man allerdings diese terminalen Staubgefässe erklären, wenn eben die Entwicklungsgeschichte zeigte, dass die Pollensäcke seitlich an der Vegetationsspitze als kleine Höcker hervorträten. Die Entwicklungsgeschichte zeigt aber davon nichts. Eine äussere Ausgliederung der Vegetationsspitze findet nicht statt, nur eine innere Differenzirung des Gewebes. Da ist von abortirenden Staubblättern in den Thatsachen selbst nichts, auch nicht die geringste Anlage zu finden. Ein anderes freilich ist es, wenn man sich im Sinne der Descendenztheorie die terminalen Stamina durch allmähligen, endlich vollständigen Abort aus echten Staubblättern entstanden denkt.

man an dem alten Dogma festhält: Nemo erit qui dubitet filamenta foliis respondere, cum aeque ac omnes reliquae partes floris e foliis mutatis orta sint. Diese Ansicht aber wird durch die Beobachtung der Thatsachen entschieden widerlegt. Giebt es doch stamina z. B. die von *Najas*, deren ganzer Entwicklungsgang [1]) meines Erachtens nicht anders gedeutet werden kann, als dass die Spitze des Blüthensprosses selbst zum Staubbeutel wird. Lässt nun auch bei *Euphorbia* selbst der thatsächliche Entwicklungsgang noch die Deutung zu, dass jede Gruppe von Staubgefässen ein einziges verzweigtes Phyllom darstelle, so macht doch die Vergleichung der verwandten Gattungen sowie der abnormen Blüthen diese Deutung ganz unmöglich. Dagegen aber wird durch diese Vergleichung die andere Deutungsweise, die in jedem Stamen einen ganzen Spross sieht, eine Deutungsweise, die ebenfalls ohne irgend welchen Zwang den Thatsachen sich anschliesst, entschieden als wahrscheinlich hingestellt. Bildet aber jedes Stamen einen ganzen Spross, eine einzelne männliche Blüthe, dann lassen die Thatsachen keine andere Deutung zu, als die von Warming aufgestellte [2]). Als Phyllom, als Staubblatt lässt sich dies Stamen meines Erachtens in keiner Weise deuten; und gegen diese zwingende Macht der Thatsachen vermögen auch abnorme Bildungen wie die vorliegende Fig. 18 durchaus nichts zu beweisen.

Wenn nun auch so im normalen Falle die Bildung der männlichen Blüthe nur in der genannten Weise erfolgt, dass nämlich der Blüthenspross selbst, ohne seitliche Ausgliederungen hervorsprossen zu lassen, direkt in seiner Spitze durch innere Differenzirung des Zellgewebes zur Bildung des Pollens übergeht, so ist damit für abnorme Fälle noch nichts entschieden. In solchen Fällen ist es vielmehr sehr wohl denkbar, dass derselbe Blüthenspross erst äussere Ausgliederungen erzeugt, bevor die physiologische Ausbildung der einzelnen Blüthentheile, die Erzeugung von Pollen und Embryosäcken beginnt. Diese letztere kann dann an jedem beliebigen Theile der morphologischen Blüthe stattfinden. — Als eine Bildung dieser Art möchte ich nun auch die

1) cf. P. Magnus, Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Najas* L. Berlin 1870.

2) Diese Thatsachen widerlegen auch, wie schon oben bemerkt, vollständig die Roeper'sche Ansicht von dem Bau der männlichen Blüthe von *Euphorbia* (cf. Warming). Im anderen Falle freilich, wenn sich diese Roeper'sche Ansicht den Thatsachen zwanglos anschlösse, würde die vorliegende abnorme Blüthengestalt eine gewichtige Stütze dieser Ansicht abgeben.

vorliegende abnorme Blüthengestalt deuten. Nicht das Staubblatt der Fig. 18 ist äquivalent dem normalen Stamen, sondern der ganze Spross der Fig. 18. Er stellt einen reicher differenzirten, (oder nach dem jetzt allgemein üblichen Sprachgebrauch) höheren Zustand der männlichen Blüthe dar, in ihm ist die Aufgabe, die im normalen Fall der ganze männliche Blüthenspross erfüllt, nur einem Theile desselben, einem einzelnen Phyllom übertragen.

Erklärt man die vorliegende Bildung in dieser Weise, so lässt sich auch leicht begreifen, dass beide Bildungsweisen der männlichen Blüthe an ein und derselben Pflanze, wenn auch nur ausnahmsweise wie hier, vorkommen können. Ebenso lässt sich aber auch leicht einsehen, dass zwei Gattungen oder Familien, deren eine ihre männlichen Blüthen nach dem normalen Entwicklungsgang von *Euphorbia* bildet, die andere analog dem hier vorliegenden abnormen Falle, dass zwei solche Gattungen ganz nahe, vielleicht zunächst verwandt sein können, im natürlichen System also nicht aus einandergerissen werden dürfen. So bleiben *Arum* und *Atherurus* stets nahe verwandt mit *Anthurium*, *Euphorbia* mit *Mercurialis, Najas*[1]) mit *Zannichellia* etc. Die Verschiedenheit in der Ausbildung der männlichen Blüthe ist eben nur eine graduelle, das terminale Stamen stellt einen einfacheren, die lateralen Staubblätter einen weiter differenzirten Zustand der Blüthenbildung dar.

Will man schliesslich die beiden Formen, den einfacheren Fall des terminalen Stamens und den reicher differenzirten der lateralen Staubblätter, phylogenetisch vereinigen, d. h. im Sinne der Descendenztheorie beiderlei Formen von einer Stammform ableiten, so lässt sich sowohl der erstere einfachere Fall, als auch der zweite komplicirtere als der ursprüngliche auffassen. Dann wäre entweder der complicirtere Fall als ein höheres Differenzirungsstadium des einfacheren zu betrachten, oder aber dieser letztere als eine Rückbildung des complicirteren, die etwa durch stets zu-

---

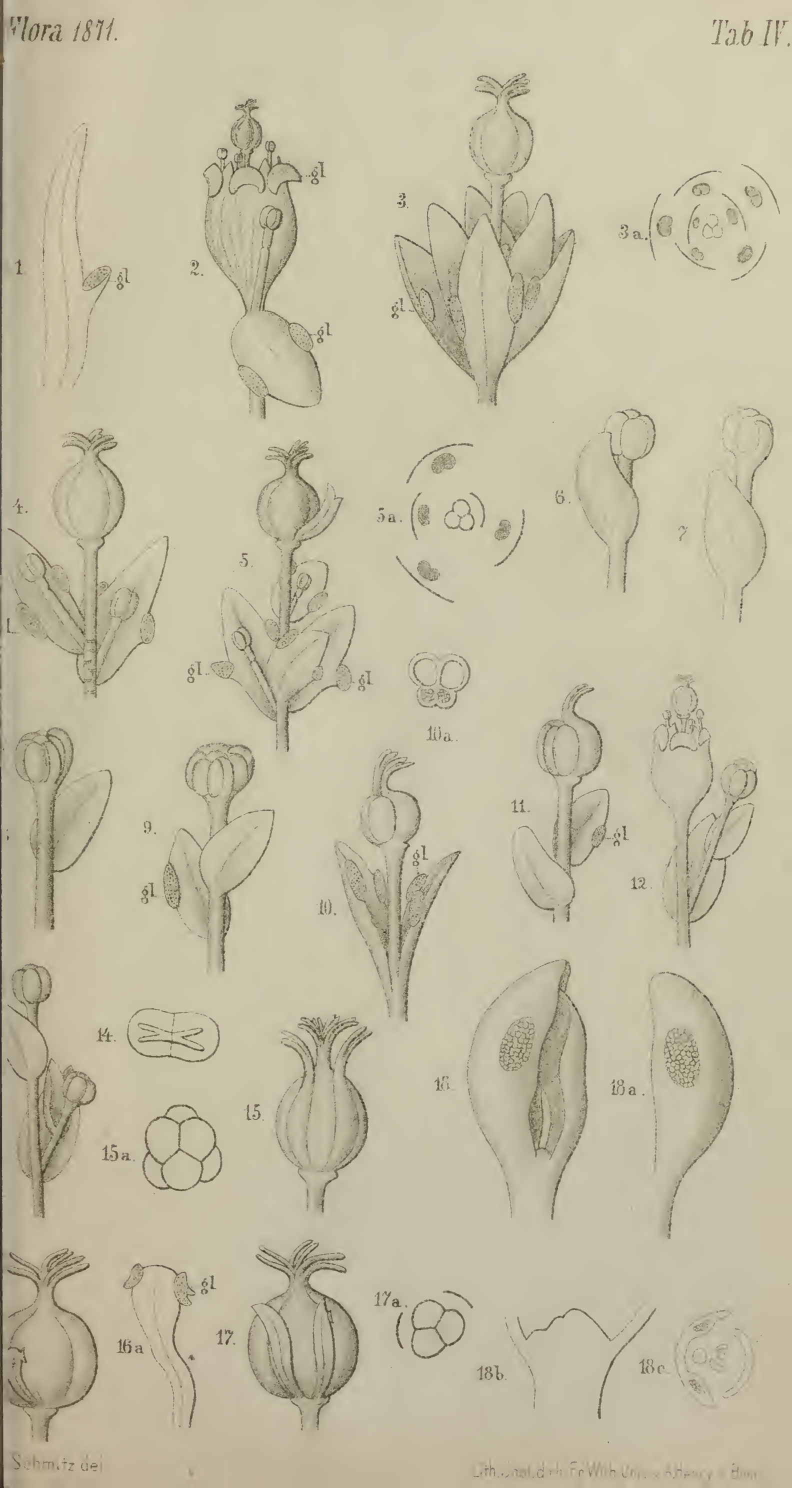
1) Ich kann somit Magnus durchaus nicht beistimmen, wenn er sagt l. c. p. 54: „Aber der Blüthenbau von *Najas* entfernt sie von den anderen mit echten Staubfäden und Karpellen versehenen Gattungen so sehr, dass sie mindestens den Typus einer eigenen Familie darstellen." Theilt man die alte Familie der *Najadeen* in mehrere kleinere Familien — und das möchte in der That wohl nothwendig sein —, so bildet zwar die Gattung *Najas* für sich allein eine besondere Familie, doch wird sie nimmer aufhören, zunächst verwandt zu sein z. B. mit der kleinen Familie, zu der die Gattung *Zannichellia* zu erheben ist. Eine Vertheilung dieser Familien in verschiedene Ordnungen (cf. Sachs Lehrbuch 2. Aufl. p. 521) ist aber wohl nicht gerechtfertigt.

nehmenden Abort[1]) entstanden sein könnte. Welches in jeden einzelnen Falle anzunehmen sei, das lässt sich wohl kaum jemal beweisen, ebensowenig wie die Annahme des phylogenetische Zusammenhanges zweier Formen überhaupt. Lässt man abe einmal diese Hypothese zu und zwar speciell für den vorliegende Fall, für *Euphorbia*, so scheint mir wenigstens die ganze Gestaltun der Infloresccenz mehr dafür zu sprechen, dass die einzelne (männ liche und weibliche) Blüthe durch Rückbildung aus der reiche differenzirten Zwitterblüthe anderer Gattungen der Familie ent standen sei, als für das Gegentheil. In diesem Sinne könnt man dann auch solche Bildungen wie Fig. 18 als eine Art Rück schlag in die alte Stammform deuten. — Doch! dies sind Hypo thesen, die weit über das Gebiet der reinen Thatsachen und dere Deutung hinausgehen.

Bonn, den 27. Oktober 1871.

---

1) cf. Sachs, Lehrbuch etc. 2. Auflage p. 200.


1.
gl
2.
gl
3.
3 a.
4.
5.
5 a.
6.
7.
9.
10.
10 a.
11.
12.
14.
15.
15 a.
16 a
17.
17 a.
18 a.
18 b.
18 c.
Schmitz del.

